

DIVERSITÉ ULTRASTRUCTURALE DE LA PAROI ASCOSPORALE CHEZ QUELQUES EUPYRÉNOMYCÈTES

A. BELLEMÈRE⁽¹⁾, M.C. JANEX-FAVRI⁽²⁾, I.M. MELENDEZ-HOWELL⁽³⁾
et A. PARGUEY-LEDUC⁽²⁾

(1) 53 Jardins Boieldieu, 92800 Puteaux.

(2) Laboratoire de Cryptogamie, Université Pierre et Marie Curie
(Paris VI), Boite 33, 7 Quai Saint-Bernard
75252 Paris Cedex 05.

(3) C.N.R.S. - Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National
d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon - 75005 Paris.

RÉSUMÉ - Le développement de la paroi ascosporale est examiné en microscopie électronique chez des Eupyrenomycètes à ascospores lisses, ornementées ou pourvues d'appendices, appartenant à divers ordres: Diaporthales (Melanconidaceae: *Hercospora*; Valsaceae: *Diaporthe*, *Gnomonia*, *Leucostoma*; *inc. sedis*: *Caudospora*); Diatrypales (Diatrypaceae: *Diatrype*, *Diatrypella*); Sordariales (Coniochaetaceae: *Coniochaeta*; Lasiosphaeriaceae: *Apiosordaria*, *Lacunospora*, *Podospora*; Sordariaceae: *Gelasinospora*, *Neurospora*, *Sordaria*) et une Xylariale (Xylariaceae: *Hypoxylon*). Bien que se rattachant à un même plan structural, la paroi ascosporale présente des variantes (différences de développement et de structure de certaines couches) qui peuvent parfois aboutir à des convergences (forte épaisseur de la paroi, réalisation d'une ornementation). La valeur de la structure de la paroi ascosporale, en tant que critère systématique, est discutée.

ABSTRACT - Ultrastructural wall development in smooth, ornamented or appendage-bearing ascospores is studied in some Eupyrenomycetes related to different orders: Diaporthales (Melanconidaceae: *Hercospora*; Valsaceae: *Diaporthe*, *Gnomonia*, *Leucostoma*; *inc. sedis*: *Caudospora*); Diatrypales (Diatrypaceae: *Diatrype*, *Diatrypella*); Sordariales (Coniochaetaceae: *Coniochaeta*; Lasiosphaeriaceae: *Apiosordaria*, *Lacunospora*, *Podospora*; Sordariaceae: *Gelasinospora*, *Neurospora*, *Sordaria*) and one Xylariale (Xylariaceae: *Hypoxylon*). Diversity in the ascospore wall edification appears as variations of a common structural pattern. It depends on differences in development and structural constitution of several layers. Convergences exist relative to wall thickness and ornamentation. The value of ascospore wall structure as systematic criterion is discussed.

MOTS CLÉS : Eupyrenomycètes, ascospores, paroi, ultrastructure.

Les Eupyrenomycètes constituent un vaste groupe d'Ascomycètes (environ 10 ordres et 20 familles) caractérisés: 1. par des fructifications à asques (= ascomas = ascocarpes) comportant des ascothécies (Chadefaud, 1944, 1960; Parguey-Leduc, 1967a et b) incluses dans un stroma ou dans une mince enveloppe stromatique; 2. par des asques toujours unituniqués. Dans ce groupe, l'étude fine de la structure de la paroi ascosporale a, jusqu'à présent, été effectuée très inégalement selon les ordres et le plus souvent sans que des vues synthétiques aient été dégagées. Des données nouvelles ou complémentaires sont apportées ici chez plusieurs genres appartenant à quatre ordres (Diaporthales,

Diatrypales, Sordariales et Xylariales) et quelques idées d'ensemble concernant la structure fine de la paroi ascosporelle sont dégagées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail a été effectué à partir d'échantillons récoltés dans la nature ou obtenus en culture. Les espèces étudiées sont les suivantes:

- Apiosordaria verruculosa* (Jensen) Von Arx et Gams, espèce type du genre (Lasiosphaeriaceae). Souche LCP (mycothèque MNHN Paris) n° 2403
- Caulospora taleola* (Fr.) Starbäck, espèce type du genre (Diaporthales *inc. sed.*). Sur brindilles de *Quercus* (Normandie)
- Coniochaeta ligniaria* (Grev.) Cooke, espèce type du genre (Coniochaetaceae). Sur crottes (provenances diverses)
- Diaporthe uncostoma* (Duby) Fuck. (Valsaceae). Sur *Robinia* (Franche-Comté)
- Diatrype disciformis* (Hoffm.: Fr.) Fries, espèce type du genre (Diatrypaceae). Sur *Fagus* (Alpes)
- Diatrypella quercina* (Pers.: Fr.) Cooke (Diatrypaceae). Sur *Quercus* (Charentes)
- Gelasinospora santiflorii* Cailleux (Sordariaceae). Souche LCP n° 2391
- Gelasinospora tetrasperma* Dowding (Sordariaceae). Souche LCP n° 2319
- Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et de Not. (Valsaceae). Sur *Juglans* (Charentes), mis en culture au Laboratoire de Cryptogamie de Toulouse
- Hercospora tiliae* (Pers.: Fr.) Tul., espèce type du genre (Melanconidaceae). Sur *Tilia* (Ile-de-France)
- Hypoxyton fragiforme* (Pers. ex Fr.) Kickx (Xylariaceae). Sur *Corylus* (Alpes)
- Lacusospora stercoraria* Cailleux, espèce type du genre (Lasiosphaeriaceae). Souche LCP n° 2401
- Leucostoma nivea* (Pers.: Fr.) von Höhnel (Valsaceae). Sur *Populus nigra* (Alpes)
- Neurospora crassa* Shear et Dodge (Sordariaceae). Souche LCP n° 251
- Podospora anserina* (Ces.) Niessl. (Lasiosphaeriaceae). Souche LCP n° 2426 et sur crottes d'âne (Alpes)
- Sordaria fimicola* (Rob.) Ces. et de Not., espèce type du genre (Sordariaceae). Souche LCP n° 1126
- Sordaria prolifica* Cailleux (Sordariaceae). Souche LCP n° 2353

Pour les études en microscopie électronique par transmission, des fragments d'hyménium ont été traités par les méthodes classiques: double fixation par le glutaraldéhyde à 6% et le tétr oxyde d'osmium à 2%, avec tampon de Sørensen, inclusion dans la résine de Spurr (1969). Les coupes effectuées à l'aide d'un ultra microtome Reichert OMU 3, ont été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb (18 minutes) ou traitées par la technique de Thiéry (= réaction Patag, 1967). Les observations en microscopie électronique

* Les données systématiques suivent Eriksson & Hawksworth (1991).

ont été faites à l'aide d'un microscope Philips 30.15 ou d'un Jeol JM 7, sous tension de 80 KV.

RÉSULTATS

On sait que, d'une façon générale, la paroi ascosporale se développe entre les deux feuilletts de la vésicule ascale; d'abord très mince (stade primordial), elle s'épaissit progressivement tout en restant homogène (stade primaire), puis ultérieurement elle se subdivise (stade secondaire) et sa structure se complique. En raison de l'hétérogénéité de la terminologie utilisée par les auteurs, l'exposé des faits devient alors délicat. Ayant employé nous-mêmes certains termes différents dans nos publications antérieures, nous proposons ici un schéma (fig. 1) faisant apparaître les équivalences de terminologie, en vue de faciliter la compréhension de l'exposé. Celui-ci concernera d'abord les genres où la structure de la paroi ascosporale est la plus simple, non ornementée à périspore développée, puis on envisagera ensuite des structures plus complexes: paroi ornementée pourvue d'une endospore, puis paroi ornementée, avec ornementation d'origine diverse; le cas des ascospores à appendices sera enfin abordé.

I - Paroi ascosporale non ornementée à périspore développée

Ce type de paroi a été observé chez des Diatrypales et des Diaporthales.

Chez les Diatrypales *Diatrype disciformis* et *Diatrypella quercina* la première couche différenciée est la périspore (fig. 2 et 3), résultant de l'épaississement de la paroi primaire par écartement de son feuillet externe, qui devient l'ectosporé; l'épaisseur de la périspore est irrégulière et sa surface présente, en coupe, des ondulations d'ampleur variable. Alors que la paroi primaire est transparente aux électrons, la périspore contient, dès sa formation, un réseau plus ou moins lâche de fibrilles contrastées et réactives au test de Thiéry, donc de nature polysaccharidique. Au stade adulte (fig. 4 et 5), la périspore s'est fortement épaissie et l'ectosporé limitante n'est plus sinuose. Une nouvelle couche, l'épisporé, s'est différenciée à la base de la périspore: elle est peu épaisse, régulière et opaque aux électrons. Ces trois couches ont le même aspect chez *Quaternaria* (= *Eutypella*) *quaternata* (Griffiths, 1973).

De légères variantes de la structure simple décrite ci-dessus ont été rencontrées chez des Diaporthales. Chez la Melanconidacée *Hercospora tiliae* (fig. 6) la périspore est moins volumineuse et l'ectosporé très contournée, tandis que l'épisporé est relativement épaisse. Chez la Valsacée *Diaporthe oncostoma* (fig. 7) la périspore est encore plus réduite, voire même interrompue par endroits, et corrélativement l'épisporé, relativement claire, devient prépondérante. Chez *Diaporthe eras*, il semble, d'après un cliché de Griffiths (1973) montrant seulement un fragment d'ascospore, qu'une couche supplémentaire existe sous la périspore, qui est irrégulière et contient un réseau fibrilleux. Chez une autre Valsacée, *Leucostoma nivea* (fig. 8), la périspore, contrairement à celle des cas précédents, ne contient pas de réseau polysaccharidique et l'épisporé, réactif et peu épaisse, est particulièrement sinuose; lorsque les ascospores sont très proches les unes des autres dans l'asque leurs périspores confluent entre elles.

II - Paroi ascosporale non ornementée pourvue d'une endospore

Ce type de paroi ascosporale a été observé chez quelques Sordariales. Avant de le décrire il est nécessaire de préciser la notion d'endospore.

a) l'endospore n'est pas une différenciation tardive de la partie basilaire de la paroi propre (= épispore, souvent appelée "primary wall" par les auteurs anglo-saxons, même dans des ascospores âgées).

b) le matériel de l'endospore, produit par le plasmalemme, se dépose entre celui-ci et la paroi propre. Il résulte d'une modification brutale du matériel synthétisé dans la phase précédente ou représente un matériel nouveau, produit après une interruption dans le fonctionnement du plasmalemme. Par suite, il y a toujours un net hiatus fonctionnel ou structural, et de ce fait une limite nettement tranchée, entre la paroi propre et l'endospore. Initialement homogène et transparente aux électrons, celle-ci peut subir ensuite une différenciation, souvent brutale, qui entraîne sa subdivision en deux parties superposées, l'une profonde, reposant sur le plasmalemme, récente et indifférenciée et l'autre externe, nettement différenciée.

A. Genre *Sordaria* (Sordariaceae)

Dans ce genre les ascospores unicellulaires, sombres, ont une paroi lisse et sont pourvues d'un pore germinatif postérieur. Chez *S. fimicola* et chez une espèce voisine *S. prolifica* la paroi de la jeune ascospore (fig. 9 et 12) comporte une paroi propre transparente aux électrons et une périspore plus réactive, dont la limitante externe est faiblement sinueuse. La périspore est finement granuleuse chez *S. fimicola* et plus hétérogène chez *S. prolifica*, où sa base forme au contact de la paroi propre une mince couche plus réactive.

Un peu plus tard (fig. 10) la paroi ascosporale est plus complexe. A sa surface la périspore comporte une nouvelle couche, externe, réduite à des îlots. La paroi propre est également subdivisée et l'endospore commence à s'ébaucher dans l'espace périplasmique. Quand l'ascospore est plus âgée (fig. 11 et 13), la périspore externe, érodée, n'est plus distincte et l'endospore, plus importante, comprend deux parties dont l'externe seule est réactive.

Cette endospore n'a pas été observée chez *S. fimicola* par Furtado & Olive (1970) qui n'ont étudié que des ascospores jeunes, mais elle est figurée avec la dénomination de "primary wall" par Mainwaring (1972); chez *S. brevicollis* les deux couches de l'endospore sont visibles mais ne sont pas interprétées comme telles par Hackett & Chen (1976).

B. Genre *Podospora* (Lasiosphaeriaceae)

Dans ce genre les ascospores adultes sont bicellulaires, comportant typiquement une volumineuse cellule apicale à paroi lisse et brune, pourvue d'un pore germinatif et une petite cellule basale lisse et hyaline (= appendice primaire). Le *P. anserina* étudié ici possède des appendices secondaires gélatineux qui seront examinés plus loin.

A un stade proche de la maturation la paroi ascosporale de la cellule sombre de *P. anserina* comprend (fig. 14) une périspore, une paroi propre et une endospore d'importance équivalente. La périspore, assez claire, renferme de très nombreuses fibrilles courtes, plus ou moins réactives et en majorité disposées sub-tangentiellement. La paroi propre comporte deux couches: l'externe claire et finement granuleuse, l'interne plus épaisse et fortement réactive. L'endospore est aussi formée de deux couches; l'externe est hétérogène (texture

de fond très fine et plages plus claires contenant des granules réactifs) et l'interne, moins épaisse et dépourvue de granules, présente à la base une mince couche réactive.

Dans l'ascospore plus âgée (fig. 15) la périspore est en partie érodée tandis que sa couche basilaire s'est développée. A la maturité de l'ascospore (fig. 16) la périspore est encore plus réduite; une délimitation très nette s'établit entre les deux couches de l'endospore, dont la plus interne peut prendre un développement considérable (fig. 17).

L'architecture de la paroi observée ici chez *P. anserina* est conforme à celle figurée par Beckett et al. (1968) mais notre interprétation diffère puisque ces auteurs considèrent l'endospore comme le "primary wall" et la paroi propre comme le "tertiary wall", la périspore correspondant au "secondary wall".

C. Genre *Coniochaeta* (Coniochaetaceae)

Dans ce genre les ascospores sont unicellulaires, sombres et pourvues d'une fente germinative; elles n'ont pas été étudiées jusqu'à présent en microscopie électronique.

Chez *C. ligniaria* la paroi ascosporale relativement jeune (fig. 18) comporte une épispore mince et régulière, opaque, une volumineuse périspore, d'épaisseur très irrégulière et contenant des fibrilles peu contrastées, sans orientation privilégiée. L'ectospore, habituellement régulière, devient sinueuse lorsqu'elle entre en contact avec la paroi de l'asque ou celle d'une autre ascospore. L'espace périplasmique, clair, est encore bien visible entre le plasmalemma et l'épispore. Ultérieurement du matériel pariétal s'y accumule, formant une endospore. Au stade adulte (fig. 19) celle-ci est importante, régulière, opaque et probablement très dure, car elle est difficile à obtenir intacte sur les coupes; l'épispore, toujours opaque, s'est épaissie tandis que la périspore a régressé.

Le *C. ligniaria* présente donc une paroi ascosporale d'un type analogue à celle des *Sordaria* et *Podospora*, mais l'endospore y est formée d'une seule couche.

III - Paroi ascosporale ornementée

L'ornementation de la paroi ascosporale tire son origine soit de la périspore, soit de l'exospore.

A. Ornementation d'origine périsporale

1. Genre *Hypoxyton* (Xylariaceae, Xylariales)

Les ascospores, uni- ou bicellulaires, claires ou sombres, possèdent une fente germinative. Leur paroi présente une grande diversité, ce qui a conduit Rogers (1979) à distinguer les types suivants: - lisse chez *H. rubiginosum* (bien que Greenhalgh & Evans, 1968, aient observé chez cette espèce, en microscopie à balayage, des rides transversales peu saillantes); - ponctuée ou réticulée chez des *Hypoxyton* à paroi claire; - striée longitudinalement chez *H. wehleri* et *H. chestersii*; - gélifiée chez *H. terricola*. L'espèce étudiée ici, *H. fragiforme*, a des ascospores unicellulaires sombres et ornementées.

La paroi d'une jeune ascospore (fig. 21) est une paroi primaire épaissie irrégulièrement en une périspore, à contenu peu contrasté, limitée par une ectospore nettement réactive. Quand l'ascospore est un peu plus âgée (fig. 22), la

périspore, plus épaisse, présente des boursouffures; dans son contenu finement fibrilleux s'accumule un matériel fortement opaque, sous forme de plaques disposées à une même distance du plasmalemme; par suite la périspore est subdivisée en deux parties. La partie interne est régulière et la partie externe, au-delà des plaques, discontinue. L'ectospore, appliquée alternativement sur les plaques et sur la périspore externe est de ce fait fortement sinueuse. Ultérieurement (fig. 23), les plaques confluent et leurs marges s'infiltrent dans la périspore, constituant l'ébauche de l'ornementation qui, sur les coupes, forme des festons irréguliers.

A un stade plus âgé (fig. 24) les bases des festons tendent à se rejoindre; l'ornementation de la paroi est alors constituée par une couche épaisse réactive contenant des masses oculiformes plus claires réparties irrégulièrement. Elle est recouverte par la mince couche externe claire de la périspore, limitée extérieurement par l'ectospore. Sous la périspore deux nouvelles couches, l'épispore et l'endospore, se sont mises en place, contribuant à l'épaississement de la paroi ascospore. La première est mince et sombre, à texture finement granuleuse. La seconde, au-dessous, est beaucoup plus épaisse et subdivisée en une partie supérieure claire et une partie inférieure sombre, séparées par une couche de granules très réactifs de taille irrégulière.

Ce mode de formation de l'ornementation de *H. fragiforme* diffère quelque peu de celui observé chez la même espèce par Greenhalgh & Evans (1968) dont les clichés montrent la présence, dans la périspore externe, de nodules granuleux, puis de fibrilles qui englobent ceux-ci et sont orientées plus ou moins perpendiculairement à l'ectospore. Chez une autre espèce, *H. gillesii*, l'ornementation de la paroi ascospore est du même type (Rogers & Candoussau, 1982); au stade terminal elle devient superficielle par disparition de la périspore et de l'ectospore, ce qui concorde avec la présence, observée en microscopie à balayage, de bourrelets disposés transversalement et parfois anastomosés en réseau autour de l'ascospore.

2. Genre *Gnomonia* (Valsaceae, Diaporthales)

Dans ce genre les ascospores sont hyalines, généralement bicellulaires et parfois pluricellulaires; elles n'ont pas été étudiées jusqu'à présent en microscopie électronique.

Chez *G. leptostyla* la paroi de l'ascospore presque mûre, bien que peu épaisse, comporte plusieurs couches. De l'intérieur vers l'extérieur on observe (fig. 20): une endospore assez épaisse, formée de méches radiales; une épispore plus mince et fortement opaque, à laquelle se rattachent les méches; une périspore complexe comportant dans sa partie moyenne des plaques sombres qui tendent à confluer et qui sont comparables à celles observées chez *Hypoxyton fragiforme* (fig. 22); enfin, une ectospore relativement épaisse, sinueuse du fait des boursouffures de la périspore.

3. Genre *Apiosordaria* (Lasiosphaeriaceae, Sordariales)

Chez *A. verruculosa*, espèce étudiée ici, les ascques ne renferment que quatre ascospores; celles-ci, bicellulaires, ont une cellule supérieure sombre, à paroi verruqueuse, pourvue d'un pore germinatif apical, et une cellule inférieure plus petite, sub-conique, hyaline ou brun clair.

Dans la paroi de la cellule supérieure de l'ascospore assez jeune on reconnaît (fig. 25), sous une mince limitante externe très sinueuse, une périspore comprenant deux parties, l'externe transparente et l'interne fortement opaque. Cette dernière, d'épaisseur très inégale, est tantôt très développée au point

d'interrompre la partie externe de la périspore et tantôt réduite à une mince couche de granules réactifs.

La paroi propre, mince et transparente, s'individualise au début de la maturation des ascospores (fig. 26). Au-dessus, la périspore interne sombre comporte alors une partie basale continue et une partie supérieure festonnée. La périspore externe, plus claire, montre en partie entre les festons des aspects en guirlande.

Quand l'ascospore est proche de la maturité (fig. 27), la périspore présente une épaisseur régulière. Dans sa partie interne la base, distendue en raison de l'accroissement de la surface ascosporale, est réduite à une mince pellicule appliquée sur la paroi propre. Au-dessus, les festons de la périspore interne forment maintenant des piliers à sommet aplati et développés vers l'extérieur jusqu'à la limitante externe; entre les piliers demeurent des plages de périspore externe, à structure vacuolaire.

En conclusion, l'ornementation des ascospores d'*A. verruculosa*, comme celles d'*Hypoxyton fragiforme* et de *Ginomania leptostyla*, provient de la persistance d'éléments de la périspore interne.

4. Le genre *Lacunospora* (Lasiosphaeriaceae, Sordariales)

Le genre *Lacunospora* (Cailleux, 1968) présente des ascospores bicellulaires comportant une cellule inférieure courte, hyaline ou d'un brun très clair, et une cellule supérieure sombre à pore germinatif sub-apical. Il est caractérisé par l'ornementation particulière de la paroi sombre qui apparaît ponctuée de dépressions (= lacunes d'où *Lacunospora*) bien distinctes au microscope électronique à balayage (Cailleux & Melendez-Howell, 1970). Ce genre est considéré par Eriksson & Hawksworth (1986) comme synonyme d'*Apiosordaria* qui a des ascospores de morphologie similaire; il n'a pas fait jusqu'à présent l'objet d'études au microscope électronique à transmission.

La paroi de la très jeune ascospore de *L. stercoraria* (fig. 28) comporte une périspore recouverte d'une limitante externe faiblement réactive. Sa partie externe, d'épaisseur irrégulière, est hyaline et sa partie profonde très réactive, de texture granulaire. Au-dessous la paroi propre n'est pas encore différenciée.

Dans l'ascospore en maturation (fig. 29) la paroi est formée d'une couche unique, relativement mince et comportant une alternance de zones très réactives faiblement convexes vers l'extérieur et d'étroits sinus clairs. Cette couche provient du développement de la mince périspore interne, la périspore externe ayant disparu. Par la suite (fig. 30) les parties claires de la périspore interne, plus développées mais encore séparées du sporoplasme par une mince couche réactive, présentent une section triangulaire, à sommet dirigé vers l'épiplasme.

Quand l'ascospore approche de la maturité (fig. 31) une paroi propre s'est différenciée sous la périspore interne dont les aires claires sont devenues plus nombreuses et plus volumineuses, faisant parfois saillie dans l'épiplasme. La structure de la paroi se complique quand l'ascospore atteint sa maturité (fig. 32). D'une part une importante endospore se développe (seule sa partie externe a pu être observée, l'interne n'ayant pas été conservée lors des coupes, comme cela est fréquent en présence de structures cartilagineuses). D'autre part les caractères de la périspore se modifient: sa texture granuleuse devient plus grossière, les aires sombres s'étendent latéralement à leur sommet et confluent secondairement au-dessus des aires claires qui paraissent désormais vides. Enfin la paroi propre est masquée par de gros granules anguleux disposés irrégulièrement et probablement de nature pigmentaire.

La paroi ascospore de *L. stercoraria* a donc, comme celle d'*Apiosordaria*, une ornementation d'origine périscopore, mais elle diffère de cette dernière par la présence d'une endospore, ce qui justifie la distinction des genres *Lacunospora* et *Apiosordaria*.

B. Ornementation d'origine non périscopore

1. Genre *Neurospora* (Sordariaceae, Sordariales)

Dans ce genre les ascospores, unicellulaires, sombres, ont une ornementation faite de bandes longitudinales saillantes plus ou moins interconnectées.

Au début du stade secondaire la paroi d'une jeune ascospore de *N. crassa* (fig. 33) comporte une périspore et une paroi propre. Dans la périspore, mince, la partie interne plus importante, transparente aux électrons, est recouverte d'une partie externe faiblement réactive, développée uniquement au niveau des sinuosités de la limitante externe. La paroi propre, assez épaisse, est à peine réactive (granulations extrêmement fines, plus abondantes près de la périspore et du plasmalemme sinueux).

Quand l'ascospore est un peu plus âgée (fig. 34), la périspore externe s'épaissit, l'interne demeure inchangée. Des différenciations apparaissent dans la paroi propre sous forme d'aires plus réactives de section grossièrement hémisphérique, à base faisant face au sporoplasme; les aires claires qui les séparent sont légèrement saillantes dans le sporoplasme. Un peu plus tard (fig. 35), la paroi propre s'est épaissie; les aires réactives y deviennent plus distinctes et à leur base une mince pellicule très claire relie entre elles les aires claires. Peu avant la maturation (fig. 36) la partie externe de la périspore est devenue presque indistincte et sa partie interne, toujours transparente, reste très peu épaisse. Dans la paroi propre les aires claires se sont rétrécies, tandis que les aires réactives s'affirment, contenant de petites différenciations conchoïdales dispersées plus nettement réactives; la pellicule claire au contact du plasmalemme est remplacée par un liseré réactif.

Quand l'ascospore est mûre (fig. 37), la partie externe de la périspore a disparu et sa partie interne reste hyaline et mince. Dans la paroi propre, de structure inchangée, la réactivité des aires sombres s'est renforcée, leur texture devenant grossièrement granuleuse. Une importante endospore se développe: sa partie externe, seule observée, est réactive, comme celle des exemples précédents. Lors de la libération de l'ascospore, les aires claires de la paroi propre se dissolvent, au moins en partie, tandis que les aires réactives persistantes constituent les bandes ornementales, plus ou moins confluentes, bien distinctes au microscope électronique à balayage (Cailleux, 1971).

L'architecture de la paroi ascospore observée chez *N. crassa* est en accord avec celle qu'ont figurée Sussman (1966) et Byrne (1975) qui ont, de plus, vu l'endospore interne. Concernant le mode de formation de l'ornementation, l'interprétation proposée ici diffère de celle de Byrne (1975) mais concorde avec celles de Hohl & Streit (1975) et de Lafayette & Austin (1977): l'ornementation n'est pas d'origine périscopore mais elle se développe dans la paroi propre. Si l'aspect des coupes de paroi ascospore de *Neurospora* rappelle celui, très fréquent et classique, des ascospores à ornementation périscopore, il s'agit en fait d'une convergence que prouve l'étude de l'ontogénèse de la paroi.

2. 1.e genre *Gelasinospora* (Sordariaceae, Sordariales)

Dans ce genre, les ascospores unicellulaires sombres sont pourvues de deux pores germinatifs opposés et ont une paroi ornementée de dépressions

(fovéoles). Elles ont été étudiées au microscope électronique à balayage (Melendez-Howell & Cailleux, 1969, 1975; Cailleux, 1971) mais non par transmission.

La paroi de la jeune ascospore de *G. tetrasperma*, espèce identique à l'espèce type ou certainement très proche, est analogue à celle de *Neurospora crassa*. Elle comporte (fig. 38) une paroi propre bien développée, d'aspect hétérogène (alternance d'aires claires et réactives), une mince périspore et une limitante externe faiblement ondulée et réactive. Dans une ascospore en début de maturation (fig. 39) la paroi s'est fortement épaissie au niveau des aires claires de la paroi propre et celles-ci sont maintenant fortement saillantes dans le sporoplasme dont le contour est, par suite, fortement sinueux. Une pellicule réactive s'est développée à la base de la paroi propre. Entre les aires claires la paroi propre est très réactive et la périspore, claire, apparente.

Des stades plus âgés n'ont été observés que chez *G. santiflorii*, espèce différente mais proche de *G. tetrasperma*. Dans les ascospores en cours de maturation (fig. 40) la périspore demeure mince. Au-dessous, dans la paroi propre, les aires claires sont très saillantes dans le sporoplasme et les aires sombres, de faible épaisseur, s'étendent latéralement. Une importante endospore s'est différenciée: elle comporte une couche interne claire et une couche externe plus épaisse et sombre. Lorsque l'ascospore, mûre, est libérée (fig. 41), l'épaisseur de sa paroi est devenue presque uniforme sur toute la surface. La partie externe de l'endospore, très importante, cartilagineuse (très difficile à couper), se charge de nombreux granules réactifs probablement de nature pigmentaire. La périspore est complètement exfoliée et les saillies internes de la paroi propre forment alors paradoxalement des dépressions (= fovéoles) enchâssées dans l'endospore, tandis que les aires sombres sont mises en relief.

Dans le genre *Gelasinospora* l'ornementation de la paroi ascosporale est donc d'origine non périspore, comme chez le *Neurospora*, mais les bandes ornementales confluent en un réseau très dense enchâssant les fovéoles.

IV - Les ascospores pourvues d'appendices

Les appendices caractérisant certaines ascospores peuvent être de deux types: les appendices primaires dérivent de l'une des cellules de l'ascospore, incomplètement développée et dont le contenu peut dégénérer en partie, tandis que les appendices secondaires sont formés par une expansion de la paroi.

Seuls des appendices secondaires se développent chez *Caudospora taleola* (Diaporthales *inc. sedis*): deux prolongent chacune des cellules de l'ascospore et deux ou trois autres se développent latéralement au niveau du septum médian (fig. 42). Quelle que soit leur position, ces appendices, en forme de doigt de gant, ont une origine périspore et sont limités par l'ectosporé (fig. 43). Sous la périspore, l'épispore opaque et l'endospore transparente entourent la totalité de l'ascospore; au contraire l'exospore, formée de globules opaques, de taille variable, est interrompue au niveau de chaque appendice. Cette exospore d'aspect granuleux est bien visible en microscopie à balayage (Rogers, 1984).

Un cas plus complexe d'ascospore pourvue d'appendices a été observé chez la Sordariale *Podospora anserina*, dont la paroi a été décrite plus haut. L'extrémité postérieure de l'ascospore porte (fig. 44) un appendice primaire digitiforme, vestige de la cellule ascosporale postérieure; sur celui-ci se développent latéralement des appendices secondaires, expansions irrégulières is-

sues de la périspore. Chez cette même espèce Beckett et al. (1968) décrivent également un appendice primaire postérieur et des appendices secondaires, tandis que chez *P. arizonensis* Alloway & Wilson (1972) n'observent que des appendices secondaires.

La diversité observée ici dans la nature des appendices de paroi ascosporelle a déjà été illustrée en microscopie électronique chez quelques espèces d'Eupyrénomycètes. Ainsi Rogers & Stiers (1974) ont distingué, dans le genre *Rosellinia* (Xylariales, Xylariaceae) le cas de *R. mammiformis*, à appendices secondaires d'origine périsporelle, et celui de *R. aquila* où chaque appendice secondaire forme un capuchon sur un appendice primaire, qui peut être lui-même double. Des appendices d'origine uniquement périsporelle ont été observés chez des Eupyrénomycètes marins appartenant à l'ordre des Halosphaeriales (Lutley & Wilson, 1972a et b; Johnson, 1980; Porter, 1982; Johnson et al., 1987). Ils présentent une grande diversité morphologique et peuvent différer par leur contenu, toujours en rapport avec celui de la périspore d'origine. Ces appendices semblent donc ne pas avoir de valeur systématique significative: ils correspondent vraisemblablement à des adaptations particulières rendues possibles par la plasticité de la périspore.

CONCLUSION

Les observations sur les parois ascosporelles de quelques Eupyrénomycètes rapportées dans ce travail ont permis de préciser leur organisation ultrastructurale et ont montré une grande diversité (fig. 45) puisqu'on a pu distinguer: des parois non ornementées, pourvues ou non d'une endospore, et des parois ornementées (ornementation formée à partir de la périspore ou de la paroi propre); par ailleurs, dans plusieurs genres les ascospores présentent des appendices, d'origine variable.

1. Cette diversité ultrastructurale n'est pas limitée aux exemples étudiés ici; elle est largement illustrée également par les données déjà acquises par d'autres auteurs. Dans tous les cas le plan structural fondamental schématisé par la figure 1 peut être retrouvé.

Chez les Sordariales le genre *Chaetomium* (Chaetomiaceae) présente des ascospores le plus souvent lisses (*C. semen-citrulli*, Millner et al., 1977; *C. brasiliense*, Rosing, 1982; *C. repens*, Figueras & Guarro, 1988) mais parfois verruqueuses (*C. thermophile*, Millner et al., 1977). Chez les espèces où plusieurs stades de développement ont été observés (Rosing, 1982; Figueras & Guarro, 1988) il semble que la périspore soit extrêmement mince et transitoire et qu'il n'y ait pas d'endospore.

Dans l'ordre des Xylariales, si la paroi de l'ascospore jeune de *Xylaria polymorpha*, étudiée par Rogers (1975), montre une structure à trois couches (épispore, périspore, ectospore), celle des ascospores adultes présente le maximum de complexité, avec cinq couches superposées, mais sans réalisation d'une ornementation: *Poronia punctata* (Stiers, 1974), *Daldinia concentrica* (Beckett, 1976a et b) et *X. longipes* (Beckett, 1979); en dépit de la difficulté d'interprétation des clichés, la présence d'une endospore paraît être de règle.

Chez l'Erysiphale *Sphaerotheca mors-uvae* (Erysiphaceae) étudiée par Martín et al. (1976) la paroi ascosporelle semble dépourvue d'endospore et portuse d'une ornementation d'origine périsporelle; les clichés sont toutefois difficiles à interpréter.

Chez les deux espèces d'Onygenales Onygenaceae étudiées en microscopie électronique à transmission, la paroi, dépourvue d'endospore, comporte une exospore formée à la surface de l'épispore. Réduite à des dépôts aplatis, ne constituant pas une ornementation, chez *Thermoascus aurantiacus* (Ellis, 1981) l'exospore est par contre bien développée chez *Myxotrichum deflexum* (Rosing, 1985) et forme une ornementation, visible sous forme de bourrelets longitudinaux en microscopie électronique à balayage et présentant en coupe l'aspect d'une roue crantée.

Chez les Ophiostomatales la paroi ascosporale se rapproche du type décrit chez les Diatrypales et Diaporthales où la paroi primaire se transforme directement en une périspore à la base de laquelle se différencie tardivement une épispore; il n'y a ni endospore ni exospore. Malgré sa simplicité fondamentale, la paroi peut prendre des aspects très variés:

type lisse (*Ceratocystis stenoceras*, Garrison et al., 1979, *Ceratocystis ulmi*, Ieng & Hubbes, 1980, *Ophiostoma minus*, Van Wyk & Wingfield, 1990 et 1991a);

type faiblement ornementé avec ondulations irrégulières de la périspore (*Ophiostoma distortum*, Van Wyk & Wingfield, 1991a);

type à appendices donnant à l'ascospore une forme en chapeau caractéristique; ces appendices proviennent de la périspore, soit dans sa totalité (*Ophiostoma davidsonii*, Van Wyk & Wingfield, 1991b, et *O. cucullatum*, Van Wyk & Wingfield, 1991c) soit de sa seule couche externe (*Ceratocystis fimbriata*, Süers, 1976 et *C. moniliformis*, Van Wyk & Wingfield, 1990, Van Wyk et al., 1991).

2. La diversité ultrastructurale de la paroi ascosporale des Eupyrénomycètes tient à plusieurs causes:

a) les couches constitutives de la paroi ascosporale sont diversement développées ou différenciées (fig. 45). Ceci est particulièrement net pour la périspore qui peut être réduite (*Neurospora*) ou importante (*Diatrypella*, *Coniochaeta*), homogène (*Diatrypella*, *Coniochaeta*) ou hétérogène, sa partie profonde donnant alors des ornementations d'aspect divers (*Gnomonia*, *Hypoxylon*, *Lacunospora*, *Apiosordaria*). C'est également le cas pour la paroi propre (= épispore), mince (*Diatrypella*, *Gnomonia*, *Hypoxylon*) ou épaisse (*Coniochaeta*) et présentant une hétérogénéité (*Lacunospora*) qui peut conduire à l'édification d'une ornementation (*Neurospora*, *Gelasinospora*, exospore du *Caudospora*). Au niveau de l'endospore la diversité est plus réduite. Cette couche peut être absente ou quasi nulle, se confondant avec l'espace périplasmique. Quand elle est développée, sa partie externe, plus ancienne, peut se différencier de façon contripète; l'endospore apparaît alors subdivisée en deux parties, l'une externe, cartilagineuse, et l'autre interne. Cette dernière est importante seulement lorsque la vitesse de différenciation est lente.

b) des aspects similaires de la paroi peuvent résulter de la différenciation et du développement de couches structurales différentes. Ainsi (fig. 45) l'épaisseur de la paroi peut résulter essentiellement du développement de la paroi propre (*Neurospora*) ou de celui de l'endospore (*Sordaria*, *Podospora*); l'ornementation ascosporale peut avoir une origine périsporelle (*Apiosordaria*, *Gnomonia*, *Hypoxylon*, *Lacunospora*) ou provenir de la paroi propre (*Neurospora*, *Gelasinospora*) ou de l'exospore (*Caudospora*). Ces convergences ne peuvent être décelées en microscopie photonique; les études au microscope électronique à balayage sont elles-mêmes insuffisantes: elle ne révèlent pas, par exemple, la différence d'origine de l'ornementation des *Neurospora* et des *Hypoxylon*. Seule la microscopie électronique à transmission permet de sui-

vre l'ontogénie de la paroi ascosporale et d'interpréter correctement la nature des structures observées.

e) alors qu'habituellement le stade secondaire de la paroi s'établit par différenciation d'une périspore à l'extérieur de la paroi propre, on constate chez plusieurs des genres étudiés ici que la paroi primaire, fondamentalement homogène, se transforme d'emblée en une périspore différenciée, antérieurement à l'établissement du stade secondaire (*Diatrype*, *Apiosordaria*, *Lacunospora*).

On peut admettre dans ce cas que la paroi ascosporale acquiert très précocement, dès le stade primaire, des potentialités de périspore et, par conséquent, des potentialités à l'ornementation. Or celle-ci favorise vraisemblablement la dissémination des ascospores et constitue ainsi un caractère adaptatif, indiquant que ces Eupyrénomycètes sont d'un type évolués.

3. L'étude de l'ultrastructure de la paroi ascosporale des Eupyrénomycètes suggère quelques remarques d'ordre systématique.

Tout d'abord au niveau du genre on observe souvent chez les espèces d'un même genre (*Neurospora*, *Sordaria*, *Gelasinospora*) une architecture analogue de la paroi ascosporale. Ce critère a été parfois utilisé dans la délimitation des genres; chez les Halosphaeriales le genre *Kohlmeyeriella* a été ainsi séparé de *Cucullaspora* (Jones et al., 1983). Mais il n'en est pas tenu compte dans le genre *Hypoxylon* où pourtant les ascospores montrent une grande diversité (Rogers, 1979).

Au niveau de la famille on dispose en général de données sur trop peu de genres pour dégager des conclusions. Alors que chez les Xylariaceae par exemple les structures des parois ascosporales sont voisines chez les genres *Xylaria*, *Daldinia* et *Puronia*, chez les Sordariaceae par contre elles diffèrent entre le genre *Sordaria* d'une part, et les genres *Neurospora* et *Gelasinospora* d'autre part.

Pour ce qui est des ordres il faut remarquer d'abord que certains types de structure de la paroi ascosporale ne sont présents que dans certains groupes: ainsi l'endospore est absente chez les Diatrypales et les Diaporthales mais elle est présente chez les Sordariales. Mais il faut noter également que la structure de la paroi ascosporale peut être analogue dans des genres appartenant à des ordres différents. Ainsi (fig. 45), l'ornementation de la paroi a une même origine chez le *Gnomonia* (Diaporthales), l'*Hypoxylon* (Xylariales) et le *Lacunospora* (Sordariales).

Sans vouloir autrement généraliser, il est aussi remarquable qu'une ornementation de la paroi d'origine périsporelle conduise à des structures pariétales très similaires chez des Discomycètes, parfois lichénisants, des Eupyrénomycètes et des Ascomycètes plectascés.

Chez les Eupyrénomycètes il apparaît donc qu'il n'y a pas de corrélation claire entre la structure de la paroi ascosporale et la systématique. Ceci est probablement dû, en partie du moins, à ce que la structure de la paroi ascosporale, dont les caractéristiques semblent régies par un petit nombre de gènes, peut être assez facilement influencée par l'action stressante des facteurs du milieu et de ce fait révéler des adaptations relativement récentes à de nouvelles conditions ambiantes (Bellemère et al., 1981; Melendez-Howell et al., 1987). Ainsi la présence d'une ornementation, favorable à la dispersion, et le développement d'une endospore, assurant un meilleur tampon du sporoplasme contre les températures extrêmes ou la sécheresse, pourraient affecter simultanément des lignées évolutives différentes caractérisées au moins en partie par la structure de

leurs asques, plus conservatrice. En d'autres termes la structure de la paroi ascosporale serait davantage un indicateur écologique qu'un indicateur systématique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions J. Bidoux, H. Chacun, C. Fournigault, N. Jampsin et M.C. Malherbe pour leur précieuse et amicale collaboration technique, R. Cailleux (MNHN de Paris) pour la fourniture de diverses souches, et la Direction de l'E.N.S. Fontenay-Saint-Cloud pour diverses facilités accordées en vue de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLOWAY J.M. and WILSON I.M., 1972 - Fine structure of spore degeneration in *Podospora arizonensis*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 58: 231-236.
- BECKETT A., BARTON R. and WILSON I.M., 1968 - Fine structure of *Podospora anserina*. *J. Gen. Microbiol.* 53: 89-94.
- BECKETT A., 1976a - Ultrastructural studies on exogenously dormant ascospores of *Daldinia concentrica*. *Canad. J. Bot.* 54: 689-697.
- BECKETT A., 1976b - Ultrastructural studies on germinating ascospores of *Daldinia concentrica*. *Canad. J. Bot.* 54: 698-705.
- BECKETT A., 1979 - Ultrastructure and development of the ascospore germ slit in *Xylaria longipes*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 72: 269-276.
- BELLEMEËRE A., MELENDEZ-HOWELL L.M., NICOLAS A. et ROSSIGNOL J.L., 1981 - Etude ultrastructurale comparative du développement des ascospores chez la lignée sauvage et chez des mutants à ascospores "ceinturées" ou "albinos" de *Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. *Cryptogamie, Mycol.* 2: 299-359.
- BYRNE B.J., 1975 - Freeze-etch and thin section studies of *Neurospora crassa* ascospores. *Protoplasma* 84: 357-377.
- CAILLEUX R., 1968 - Champignons stercoraux de République Centrafricaine. *Cah. Maboké* 6: 91-98.
- CAILLEUX R. et MELENDEZ-HOWELL L.M., 1970 - La spore du *Lacunospora stercoraria* en microscopie électronique à balayage: pore germinatif et aspect superficiel, considérations taxonomiques. *Ann. Sci. Nat., Bot. et Biol. Vég.* 12ème série, XI: 409-420.
- CAILLEUX R., 1971 - Recherches sur la mycoflore coprophile centrafricaine. Les genres *Sordaria*, *Gelasinospora*, *Bombardia* (Biologie - Morphologie - Systématique). *Bull. Soc. Mycol. France* 87: 461-626 + 27 pl.
- CHADEFAUD M., 1944 - *Biologie des Champignons*. L'avenir de la Science, 19. Paris, Gallimard, 270 p.
- CHADEFAUD M., 1960, *Les végétaux non vasculaires* (Cryptogamie). In: M. Chadefaud et L. Emberger, *Traité de Botanique Systématique*. Paris, Masson, I, XV + 1018 p.
- ELLIS D.H., 1981 - Ultrastructure of thermophilic fungi. II. Ascus and ascospore development in *Thermoascus aurantiacus*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 76: 467-478.
- ERIKSSON O.E. and HAWKSWORTH D.L., 1986 - An alphabetical list of the generic names of Ascomycetes. 1986. *Systema Ascomycetum* 5: 3-111.
- ERIKSSON O.E. and HAWKSWORTH D.L., 1991 - Outline of the Ascomycetes. 1990. *Systema Ascomycetum* 9: 39-271.
- FIGUERAS M.J. and GUARRO J., 1988 - Developmental morphology and fine structure of the ascoma of *Chaetomium repens*. *Nova Hedwigia* 47: 489-495.

- FURTADO J.S. and OLIVE L.S., 1970 - Ultrastructure of ascospore development in *Sordaria fimicola*. *J. Elisha Mitchell* 86: 131-138.
- GARRISON R.G., MARIAT F., BOYD K.S. and FROMENTIN H., 1979 - Perithecial ultrastructure and formation of ascospores of *Ceratocystis stenoceras* (Robak) C. Moreau. *Ann. Microbiologie* 130: 3-21.
- GREENHAIGH G.N. and EVANS L.V., 1968 - The developing ascospore wall of *Hypoxyton fragiforme*. *J. Royal Micr. Soc.* 88: 545-556.
- GRIFFITHS H.B., 1973 - Fine structure of seven unitunicate Pyrenomycete asci. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60: 261-271.
- HACKETT C.J. and CHEN K.C., 1976 - Ultrastructure of developing ascospores in *Sordaria brevicollis*. *J. Bacteriol.* 126: 883-894.
- HOHL H.R. and STREIT W., 1975 - Ultrastructure of ascus, ascospore and ascocarp in *Neurospora lineolata*. *Mycologia* 67: 367-381.
- JENG R.S. and HUBBES M., 1980 - Ultrastructure of *Ceratocystis ulmi*. II. Ascogenous system and ascosporogenesis. *Eur. J. Forest Pathol.* 10: 104-116.
- JOHNSON R.G., 1980 - Ultrastructure of Ascospore appendages of marine Ascomycetes. *Bot. Mar.* 23: 501-527.
- JOHNSON R.G., JONES E.B.G. and MOSS S.T., 1987 - Taxonomic studies of the Halosphaeriaceae: *Ceriosporopsis*, *Haligena*, and *Appendichordella* gen. nov. *Canad. J. Bot.* 65: 931-942.
- JONES E.B.G., JOHNSON R.G. and MOSS S.T., 1983 - Taxonomic studies of the Halosphaeriaceae: *Corollospora* Werdermann. *Bot. J. Linn. Soc.* 87: 193-212.
- LAFAYETTE F. and AUSTIN W.L., 1977 - The structure and development of the rib layer in *Neurospora* ascospores. *I.M.C. 2. Absir.* Univ. Florida, vol. A-L, 204.
- LUTLEY M. and WILSON I.M., 1972a - Development and fine structure of ascospores in the marine fungus *Ceriosporopsis halima*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 58: 393-402.
- LUTLEY M. and WILSON I.M., 1972b - Observations on the fine structure of ascospores of marine fungi: *Halosphaeria appendiculata*, *Torpedospora radiata* and *Corollospora maritima*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 59: 219-227.
- MAINWARING H.R., 1972 - The fine structure of ascospore wall formation in *Sordaria fimicola*. *Arch. Mikrobiol.* 79: 126-135.
- MARTIN M., GAY J.L. and JACKSON G.V.H., 1976 - Electron microscopic study of developing and mature cleistothecia of *Sphaerotheca mors-uae*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 66: 475-487.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M. et CAILLEUX R., 1969 - Problèmes posés par la distinction et la valeur du pore germinatif chez les ascospores fovéolées en microscopie à balayage. *Ann. Sci. Nat., Bot. et Biol. Vég.* 10: 339-350.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M. et CAILLEUX R., 1975 - Sur quelques aspects du pore germinatif ascosporal dans le genre *Gelasinospora* Dowding. *Bull. Soc. Mycol. France* 91: 105-116.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., BELLEMÈRE A. et ROSSIGNOL J.L., 1987 - Remarques ■ propos de l'ultrastructure d'ascospores "albinos" ou "granuleuses" de mutants d'*Ascobolus immersus* Pers. (gène b8). *Cryptogamie, Mycol.* 8: 269-288.
- MILLNER P.D., MOTTA J.J. and LENTZ P.L., 1977 - Ascospores, germ pores, ultrastructure, and thermophilism of *Chaetomium*. *Mycologia* 69: 720-733.
- PARQUEY-LEDUC A., 1967a - Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des Ascocarpes des Pyrénomycètes Ascohyméniaux. I. Notions générales. *Rev. Mycol.* 32: 57-68.
- PARQUEY-LEDUC A., 1967b - Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des Ascocarpes des Pyrénomycètes Ascohyméniaux. II. Structure et développement des ascothécies. *Rev. Mycol.* 32: 259-277.

- PORTIER D., 1982 - The appendaged ascospores of *Trichomaris invadens* (Halosphaeriaceae) a marine ascomycetous parasite of the tanner crab, *Chionoecetes bairdi*. *Mycologia* 74: 363-375.
- ROGERS J.D. and STIERS D.L., 1974 - Cytology of *Rosellinia mammiformis* and *R. aquila*. *Canad. J. Bot.* 52: 5-10.
- ROGERS J.D., 1975 - *Xylaria polymorpha*. II. Cytology of a form with typical robust stromata. *Canad. J. Bot.* 53: 1736-1745.
- ROGERS J.D., 1979 - The Xylariaceae: systematic, biological and evolutionary aspects. *Mycologia* 71: 1-42.
- ROGERS J.D. and CANDOUSSAU F., 1982 - *Hypoxyton gillesii*, a new species with ornamented ascospores from Madagascar. *Mycotaxon* 15: 506-514.
- ROGERS J.D., 1984 - *Caudospora taleola*: anamorph and systematic position. *Mycotaxon* 21: 475-484.
- ROISING W.C., 1982 - Ultrastructure of ascus and ascospore development in *Chaetomium brasiliense*. *Mycologia* 74: 960-974.
- ROISING W.C., 1985 - Fine structure of cleistothecia, asci, and ascospores of *Myxotrichum deflexum*. *Mycologia* 77: 920-926.
- SPURR A.R., 1969 - A low viscosity Epoxy embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43.
- STIERS D.L., 1974 - Fine structure of ascospore formation in *Poronía punctata*. *Canad. J. Bot.* 52: 999-1003.
- STIERS D.L., 1976 - The fine structure of ascospore formation in *Ceratocystis fimbriata*. *Canad. J. Bot.* 54: 1714-1723.
- SUSSMAN A.S., 1966 - Types of dormancy as represented by conidia and ascospores of *Neurospora*. In: M.F. MADEJIN, *The fungus spore*. London, Butterworths, 235-257.
- THIÉRY J.P., 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscop.* 6: 987-1018.
- VAN WYK P.W.J. and WINGFIELD M.J., 1990 - Ascospore development in *Ceratocystis sensu lato*: a review. *Botalia* 20: 141-145.
- VAN WYK P.W.J. and WINGFIELD M.J., 1991a - Ultrastructural study of ascoma and ascospore development in *Ophiostoma distortum* and *Ophiostoma minus*. *Canad. J. Bot.* 69: 2529-2538.
- VAN WYK P.W.J. and WINGFIELD M.J., 1991b - Ultrastructure of ascospore development in *Ophiostoma davidsonii*. *Mycol. Res.* 95: 725-730.
- VAN WYK P.W.J. and WINGFIELD M.J., 1991c - Ascospore ultrastructure and development in *Ophiostoma cucullatum*. *Mycologia* 83: 698-707.
- VAN WYK P.W.J., WINGFIELD M.J. and VAN WYK P.S., 1991 - Ascospore development in *Ceratocystis moniliformis*. *Mycol. Res.* 95: 96-103.

LÉGENDES DES FIGURES

Abréviations

ec: ectospore = limitante externe; *en*: endospore (*ene*: endospore externe; *eni*: endospore interne); *ep*: épispore (= paroi propre *pp*); *ex*: exospore; *ip*: paroi intermédiaire (?); *p*: périspore (*pe*: périspore externe, *pi*: périspore interne); *s*: sporoplasme.

Abbreviations:

ec: ectospore = investing membrane; *en*: endospore (*ene*: external endospore; *eni*: internal endospore); *ep*: epispore (= proper wall *pp*); *ex*: exospore; *ip*: intermediate wall (?); *p*: perispore (*pe*: external perispore; *pi*: internal perispore); *s*: sporoplasm.

Fig. 1: schéma synthétique de la paroi ascosporale faisant apparaître les équivalences de terminologie.

Fig. 1: Diagram of ascospore wall with equivalent terminologies.

Fig. 2-5: paroi ascosporale non ornementée à périspore développée. Contraste uranyle-plomb: fig. 2 et 4; technique de Thiéry: fig. 3 et 5. Fig. 2 et 3: très jeunes ascospores avec paroi primaire réduite à la périspore chez *Diatrypella quercina* (fig. 2) et *Diatrype disciformis* (fig. 3). Fig. 4 et 5: ascospores adultes avec paroi comportant de l'intérieur vers l'extérieur: l'épispore, la périspore à texture fibrillaire et l'ectospore, chez *Diatrype disciformis* (fig. 4) et *Diatrypella quercina* (fig. 5). Échelle 0,5 µm (fig. 2 et 5) ou 0,2 µm (fig. 3 et 4).

Fig. 2-5: smooth ascospore wall with developed perispore. Uranyl-lead staining: fig. 2 and 4; Thiéry's test: fig. 3 and 5. Fig. 2 and 3: very young ascospores; primary wall reduced to perispore. *Diatrypella quercina* (fig. 2) and *Diatrype disciformis* (fig. 3). Fig. 4 and 5: mature ascospores; wall comprising from inside to outside: epispore, fibrillar perispore and ectospore. *Diatrype disciformis* (fig. 4) and *Diatrypella quercina* (fig. 5). Scale: 0,5µm (fig. 2 and 5) or 0,2µm (fig. 3 and 4).

Fig. 6-8: paroi ascosporale non ornementée à périspore développée. Contraste uranyle-plomb: fig. 6; technique de Thiéry: fig. 7 et 8. Fig. 6: *Hercospora tiliae* et fig. 7: *Diaporthe oncostoma*; paroi réduite à une épispore et à une périspore peu développée limitée par l'ectospore. Fig. 8: *Leucostoma nivea*; épispore sinueuse et confluence des périspores de deux ascospores voisines. Échelle: 0,2 µm (fig. 6 et 7) ou 1 µm (fig. 8).

Fig. 6-8: smooth ascospore wall with developed perispore. Uranyl-lead staining: fig. 6; Thiéry's test: fig. 7 and 8. Fig. 6: *Hercospora tiliae* and fig. 7: *Diaporthe oncostoma*; wall reduced to epispore and scarce perispore with investing ectospore. Fig. 8: *Leucostoma nivea*: sinuous epispore and confluent perispores of two neighbouring ascospores. Scales: 0,2µm (fig. 6 and 7) or 1µm (fig. 8).

Fig. 9-13: paroi ascospore non ornementée pourvue d'une endospore chez deux *Sordaria*: *S. fimicola* (fig. 9, 10 et 11) et *S. prolifica* (fig. 12 et 13). Technique de Thiéry. Fig. 9: paroi d'une jeune ascospore avec paroi propre, périspore à mince couche basale réactive et limitante externe faiblement sinuose. Fig. 10 et 12: parois d'ascospores en maturation: paroi propre et périspore subdivisées, ébauche d'endospore. Fig. 11 et 13: parois d'ascospores mûres: endospore à deux couches. Echelle: 0,5 μ m.

Fig. 9-13: smooth ascospore wall with endospore in two *Sordaria*: *S. fimicola* (fig. 9, 10 and 11) and *S. prolifica* (fig. 12 and 13). Thiéry's test. Fig. 9: young ascospore wall; proper wall, perispore bounded by a reactive thin basal layer and sinuous investing membrane. Fig. 10 and 12: walls of developing ascospores; splitted proper wall and perispore, incipient endospore. Fig. 11 and 13: mature ascospore walls: bilayered endospore. Scale: 0,5 μ m.

Fig. 14-17: paroi ascospore non ornementée pourvue d'une endospore chez *Podospora anserina*. Technique de Thiéry. Fig. 14: paroi d'ascospore en maturation avec périspore épaisse, paroi propre et endospore, toutes deux à 2 couches. Fig. 15: paroi d'ascospore un peu plus âgée avec érosion de la périspore externe. Fig. 16: paroi d'ascospore âgée; périspore interne seule conservée, paroi propre et endospore à deux couches. Remarquer la disposition régulière (hélicoïdale ?) dans l'endospore interne. Fig. 17: cas où l'endospore interne est exceptionnellement très développée. Echelle: 0,5 μ m.

Fig. 14-17: smooth ascospore wall with endospore in *Podospora anserina*. Thiéry's test. Fig. 14: wall of developing ascospore; thick perispore and bilayered proper wall and endospore. Fig. 15: wall of an older ascospore, external perispore eroded. Fig. 16: mature ascospore wall: internal perispore preserved, bilayered proper wall and endospore. Notice the regular (helicoïd ?) disposition in internal endospore. Fig. 17: exceptional expansion of internal endospore. Scale: 0,5 μ m.

Fig. 18-20: paroi ascospore non ornementée pourvue d'une endospore. Contraste uranyle-plomb. Fig. 18: jeune ascospore de *Coniochaeta ligniaria* à paroi épaisse comportant épispore, périspore et ectospore. Fig. 19: détail de la paroi d'une ascospore adulte de *Coniochaeta ligniaria*, avec endospore épaisse différenciée sous les autres couches. Fig. 20: détail de la paroi d'une ascospore adulte de *Gnomonia leptostyla* avec endospore, épispore et périspore contenant des plaques ornementales plus ou moins confluentes. Echelle: 0,5 μ m (fig. 18) ou 0,25 μ m (fig. 19 et 20).

Fig. 18-20: smooth ascospore wall with endospore. Uranyl-lead staining. Fig. 18: young ascospore in *Coniochaeta ligniaria*; thick wall comprising epispore, perispore and ectospore. Fig. 19: detail of mature ascospore wall in *Coniochaeta ligniaria*; thick endospore formed beneath the other layers. Fig. 20: detail of mature ascospore wall in *Gnomonia leptostyla*; endospore, epispore and perispore containing more or less confluent ornamental sheets. Scale: 0,5 μ m (fig. 18) or 0,25 μ m (fig. 19 and 20).

Fig. 21-24: paroi ascospore ornementée chez *Hypoxyton fragiforme*. Contraste uranyle-plomb: fig. 22; technique de Thiéry: fig. 21, 23 et 24. Fig. 21: jeune ascospore avec périspore dérivée de la paroi primaire. Fig. 22: apparition de plaques ornementales dans la périspore. Fig. 23: détail de la paroi d'une ascospore plus âgée; ornementation en festons dérivant des plaques. Fig. 24:

détail de la paroi d'une ascospore adulte avec endospore, épispore et périspore dont la couche interne contient des masses oculiformes claires au sein de l'ornementation. Echelle: 0,5 μ m (fig. 21 et 22) ou 0,25 μ m (fig. 23 et 24).

Fig. 21-24: ornamented ascospore wall in *Hypoxyton fragiforme*. Uranyl-lead staining: fig. 22; Thiéry's test: fig. 21, 23 and 24. Fig. 21: young ascospore: perispore arising from primary wall. Fig. 22: ornamental perispore sheets formation. Fig. 23: detail of an older ascospore wall; scallops arisen from ornamental sheets. Fig. 24: detail of mature ascospore wall; endospore, epispore and ornamented internal perispore. Scale: 0,5 μ m (fig. 21 and 22) or 0,25 μ m (fig. 23 and 24).

Fig. 25-27: paroi ascosporale à ornementation d'origine périscoporale chez *Apiosordaria verruculosa* (cellule supérieure). Technique de Thiéry. Fig. 25: paroi d'une jeune ascospore réduite à la périspore (contenant des différenciations internes réactives) bordée par la limitante externe. Fig. 26: paroi d'une ascospore en début de maturation avec mince paroi propre sous la périspore: périspore interne à festons réactifs et périspore externe en guirlande claire. Fig. 27: paroi d'une ascospore proche de la maturité; ornementation constituée par les piliers réactifs de l'épaisse périspore; limitante externe distincte. Echelle: 0,5 μ m.

Fig. 25-27: perispore ornamentation of ascospore wall in *Apiosordaria verruculosa* (upper cell). Thiéry's test. Fig. 25: young ascospore wall reduced to perispore (reactive differentiation within) and investing membrane. Fig. 26: wall of developing ascospore: thin proper wall beneath perispore (internal part forms reactive scallops and external a clear garland). Fig. 27: wall of an almost mature ascospore; ornamentation constituted by reactive perispore pillars beneath the investing membrane. Scale: 0,5 μ m.

Fig. 28-32: paroi ascosporale à ornementation d'origine périscoporale chez *Lacunospora stercoraria*. Technique de Thiéry. Fig. 28: paroi d'une très jeune ascospore formée d'une périspore claire à base très réactive; espace périplasmique développé. Fig. 29: paroi d'ascospore en début de maturation; paroi sinueuse formée de la seule périspore très réactive entrecoupée de sinus clairs. Fig. 30: paroi d'ascospore un peu plus âgée; aires claires triangulaires remplaçant les sinus. Fig. 31: paroi d'ascospore proche de la maturation; mince paroi propre et périspore réactive contenant des aires triangulaires claires plus nombreuses et plus développées. Fig. 32: paroi d'ascospore en fin de maturation avec une endospore développée, une paroi propre très mince et une ornementation périscoporale plus ou moins confluyente. Echelle: 0,2 μ m.

Fig. 28-32: perispore ornamentation of ascospore wall in *Lacunospora stercoraria*. Thiéry's test. Fig. 28: very young ascospore wall; clear perispore with highly reactive basal layer over the periplasmic space. Fig. 29: wall of developing ascospore; highly reactive sinuous perispore with clear spots. Fig. 30: wall of an older ascospore; triangular clear areas replace spots. Fig. 31: wall of an almost mature ascospore; triangular clear areas are more numerous and developed in reactive perispore; thin proper wall. Fig. 32: mature ascospore wall; endospore, thin proper wall and confluence of perispore ornamentation. Scale: 0,2 μ m.

Fig. 33-37: paroi ascosporale à ornementation formée dans la paroi propre chez *Neurospora crassa*. Technique de Thiéry. Fig. 33: paroi d'une jeune

ascospore au début du stade secondaire avec une paroi propre assez développée, mal délimitée de la périspore mince à deux couches; limitante externe réactive. Fig. 34: paroi d'une ascospore en début de maturation; paroi propre épaisse avec aires plus réactives; périspore inchangée. Fig. 35: paroi d'une ascospore en cours de maturation; paroi propre importante en légère saillie dans le sporoplasme en dehors des aires sombres (futurs ornements); périspore inchangée. Fig. 36: paroi d'une ascospore proche de la maturité; paroi propre à base réactive et contenant des aires sombres plus développées; périspore inchangée. Fig. 37: paroi d'une ascospore peu avant sa libération; important développement des ornements dans la paroi propre; la mince périspore n'est plus bistratifiée. Echelle: 0,2 μm (fig. 33 et 36) ou 0,5 μm (fig. 34, 35 et 37).

Fig. 33-37: ornamentation in proper wall of ascospore in *Neurospora crassa*. Thiéry's test. Fig. 33: young ascospore wall (early secondary stage); fairly developed proper wall not clearly separated from thin bilayered perispore; reactive investing membrane. Fig. 34: wall of developing ascospore; thick proper wall with reactive areas; unchanged perispore. Fig. 35: wall of an older ascospore; large proper wall weakly projects into sporoplasm outside dark areas (future ornamentation); unchanged perispore. Fig. 36: wall of an almost mature ascospore; enlarged dark areas and reactive basal layer in proper wall. Fig. 37: ascospore wall just before emission; large ornamentation in proper wall; thin unlayered perispore. Scale: 0,2 μm (fig. 33 and 36) or 0,5 μm (fig. 34, 35 and 37).

Fig. 38-41: paroi ascosporale à ornementation formée dans la paroi propre chez *Gelasinospora tetrasperma* (fig. 38 et 39) et *G. santiflorii* (fig. 40 et 41). Technique de Thiéry. Fig. 38: paroi d'une jeune ascospore au stade secondaire; mince périspore peu distincte de la paroi propre bien développée. Fig. 39: paroi d'ascospore en début de maturation; paroi propre bien développée, réactive à sa base et formant d'importantes saillies claires dans le sporoplasme, alternant avec des plages faiblement réactives; périspore mince et claire. Fig. 40: paroi d'ascospore vers la fin de sa maturation; présence d'une importante endospore à deux couches, plus développée entre les saillies de la paroi propre dans le sporoplasme; mince périspore. Fig. 41: paroi d'ascospore mûre; endospore externe très importante entre les saillies de la paroi propre vers le sporoplasme (futurs foveoles de la paroi). La périspore a disparu. Echelle: 0,5 μm .

Fig. 38-41: ornamentation in proper wall of ascospore in *Gelasinospora tetrasperma* (fig. 38 et 39) and *G. santiflorii* (fig. 40 and 41). Thiéry's test. Fig. 38: young ascospore wall (secondary stage); thin perispore fairly distinct from large proper wall. Fig. 39: wall of developing ascospore; large proper wall with reactive basal layer and alternating prominent clear projections into sporoplasm and reactive areas; thin clear perispore. Fig. 40: wall of an older ascospore; bilayered endospore best developed between projections of proper wall into sporoplasm; thin perispore. Fig. 41: mature ascospore wall; very large external endospore between projections of proper wall into sporoplasm (future foveoli). Perispore disappeared. Scale: 0,5 μm .

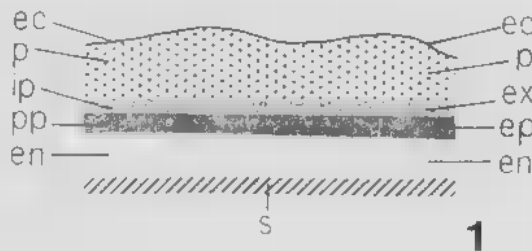
Fig. 42-44: ascospores à appendices. Contraste uranyle-plomb. Fig. 42: appendices secondaires chez *Caulospora taleola*. Fig. 43: détail d'un des appendices terminaux d'origine périscoporaire et limité par l'ectospore. Noter les couches de la paroi ascosporale: endospore, épispore, exospore formée de globules opaque, périspore et ectospore. Fig. 44: appendice primaire portant des appendices

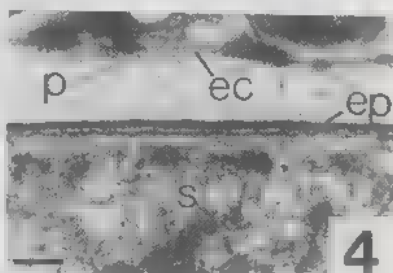
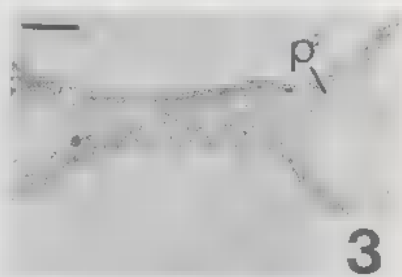
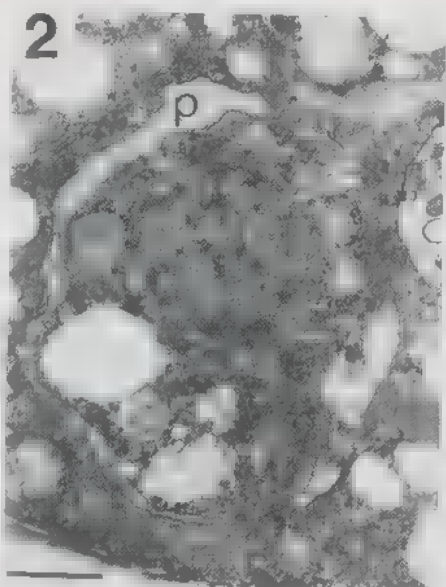
secondaires à l'extrémité d'une ascospore de *Podospora fimicola*. Echelle: $1\mu\text{m}$ (fig. 42 et 44) ou $0,5\mu\text{m}$ (fig. 43).

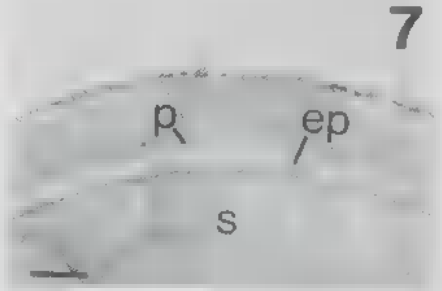
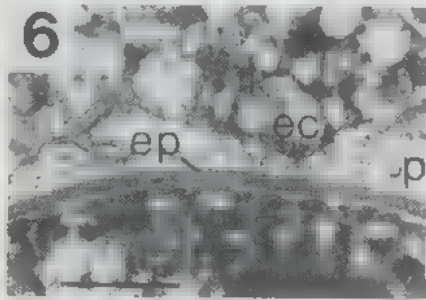
Fig. 42-44: appendaged ascospores. Uranyl-lead staining. Fig. 42: secondary appendages in *Caudospora taleola*. Fig. 43: detail of a terminal appendage; from perispore origin it's bounded by ectospore. Notice the ascospore wall layers: endospore, episore, exospore (dark globules), perispore and ectospore. Fig. 44: primary appendage bearing secondary appendages at the tip of *Podospora fimicola* ascospore. Scale: $1\mu\text{m}$ (fig. 42 and 44) or $0,5$ (fig. 43).

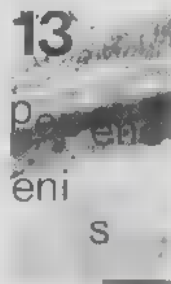
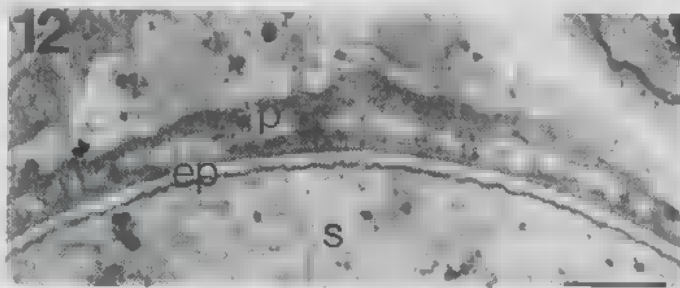
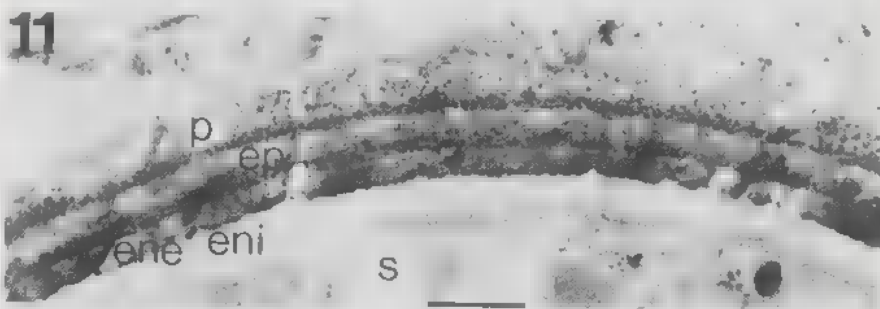
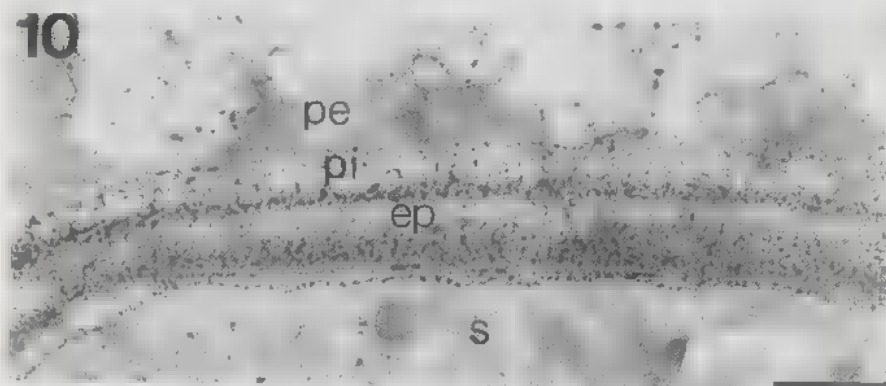
Fig. 45: schéma comparatif des divers types de paroi ascospore chez quelques Eupyrenomycètes. Les figurés utilisés sont les mêmes que ceux de la figure 1. A: *Diatrypella quercina*; B: *Coniochaeta ligniaria*; C: *Apiosordaria verruculosa*; D: *Gnomonia leptostyla*; E: *Hypoxyton coccineum*; F: *Lacunospora stercoraria*; G: *Caudospora taleola*; H: *Gelasinospora santiflorii*.

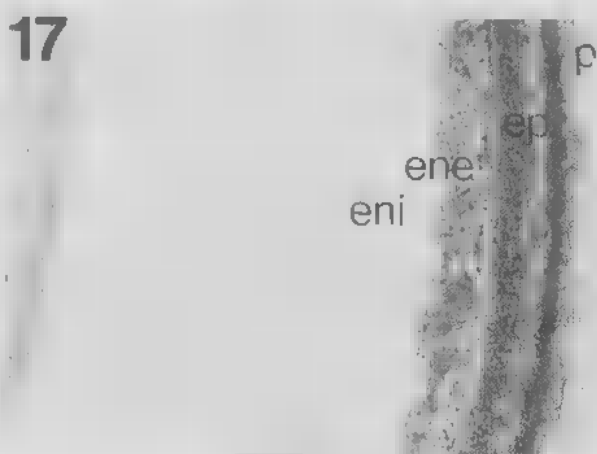
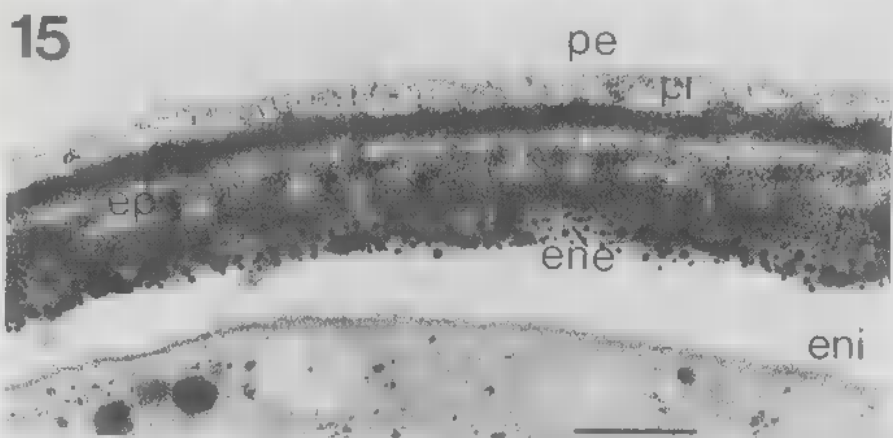
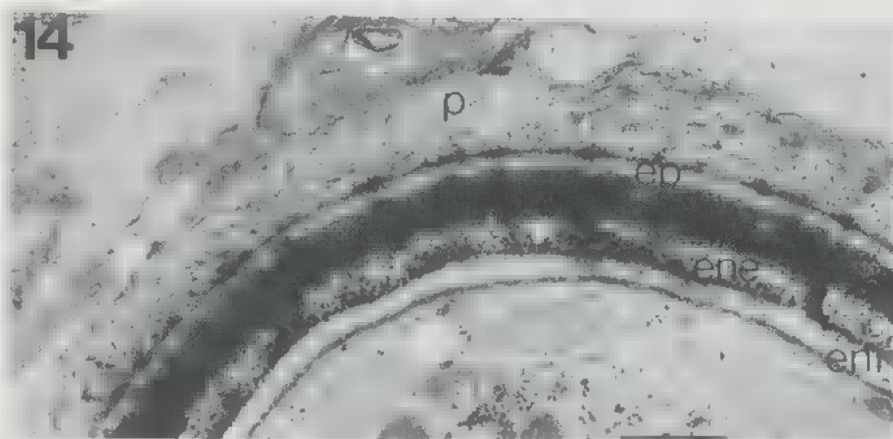
Fig. 45: comparative diagrams of different types of ascospore walls in various Eupyrenomycetes. Symbols used are the same as in figure 1. A: *Diatrypella quercina*; B: *Coniochaeta ligniaria*; C: *Apiosordaria verruculosa*; D: *Gnomonia leptostyla*; E: *Hypoxyton coccineum*; F: *Lacunospora stercoraria*; G: *Caudospora taleola*; H: *Gelasinospora santiflorii*.

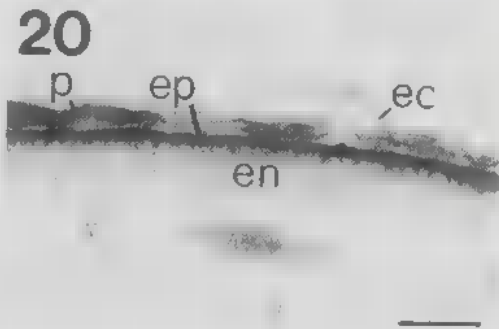
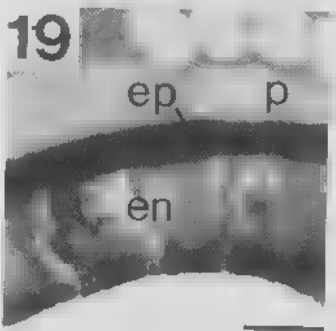
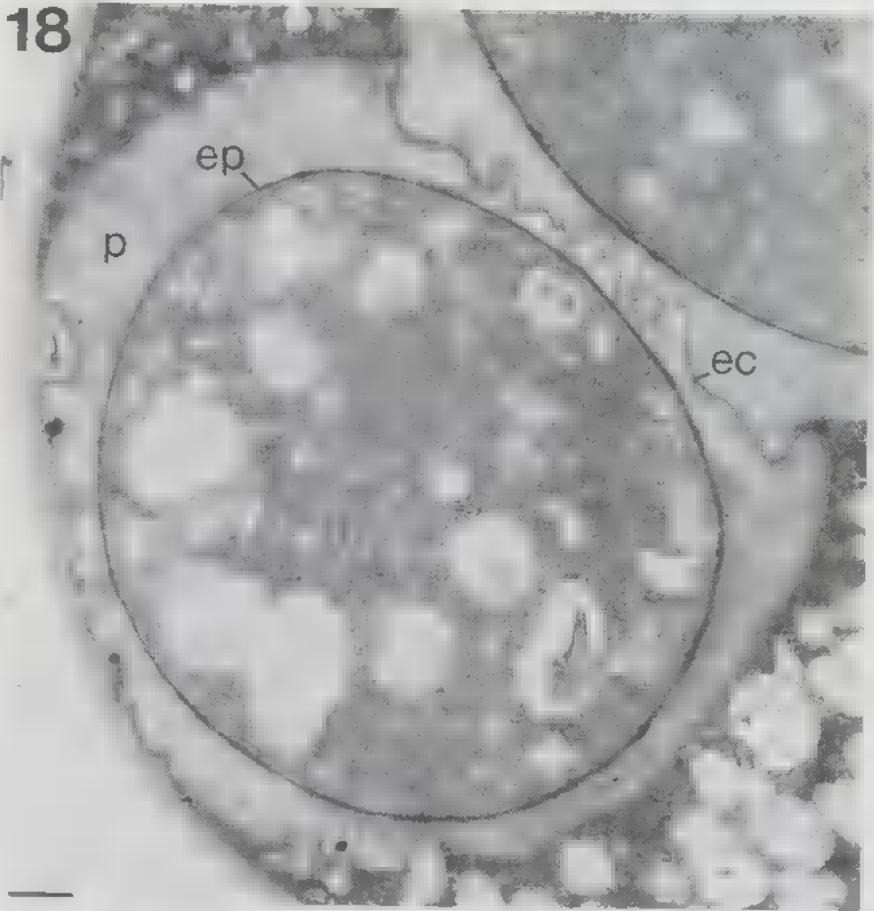


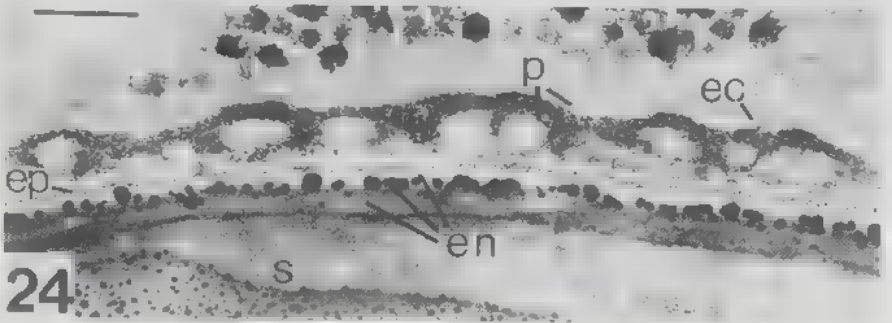
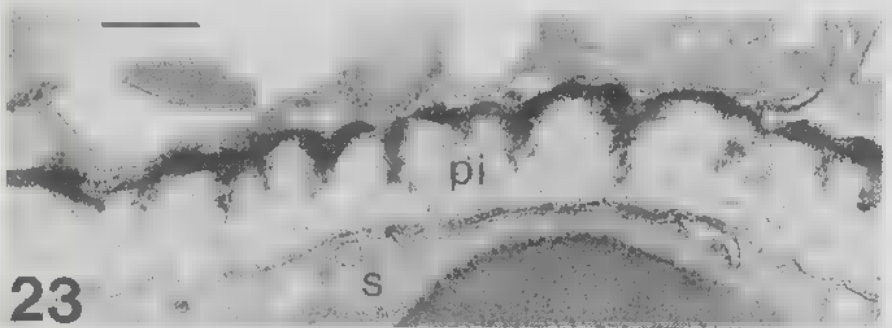
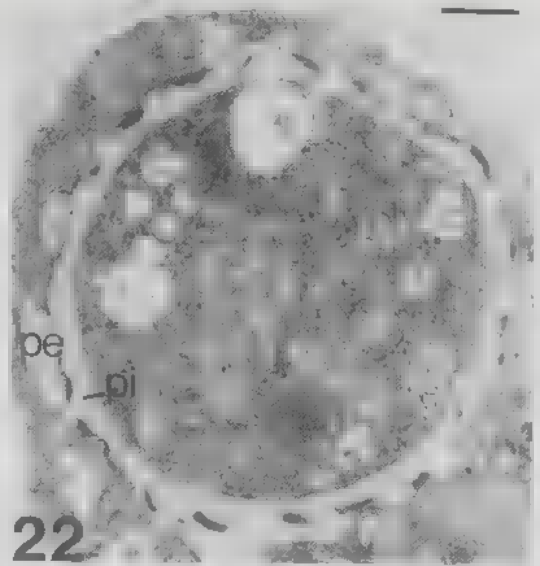
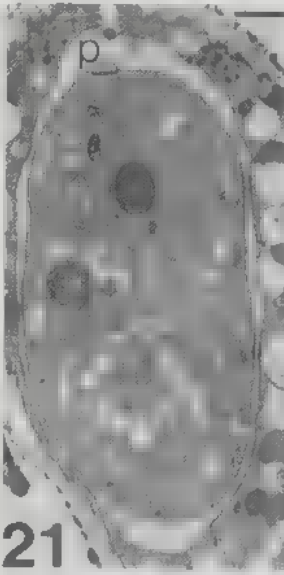


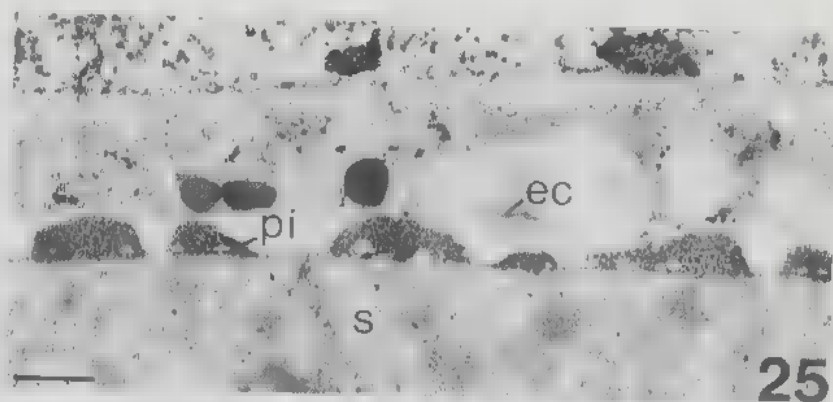




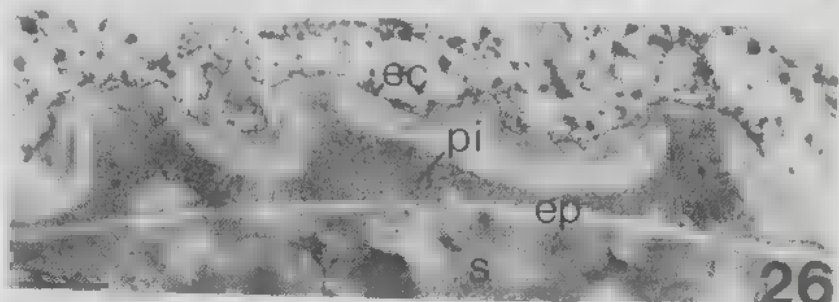




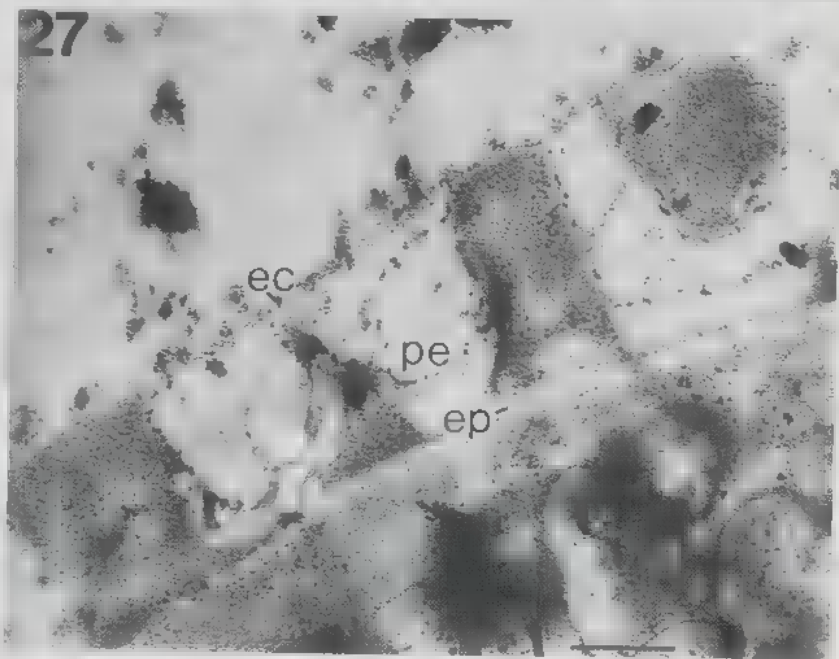




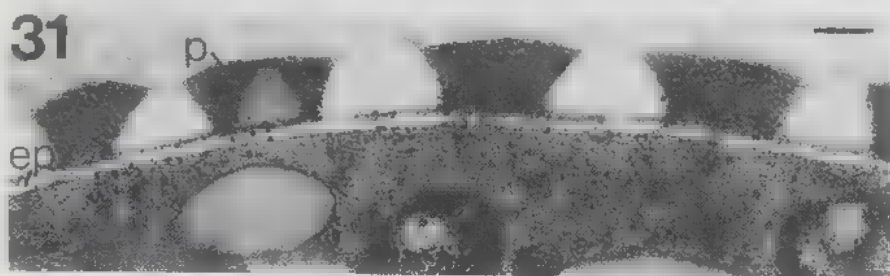
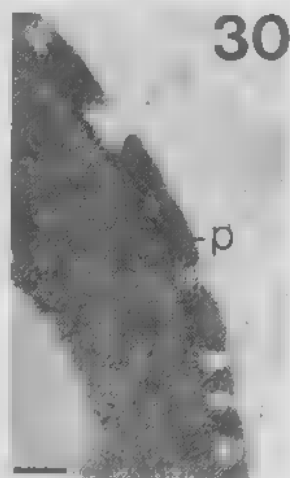
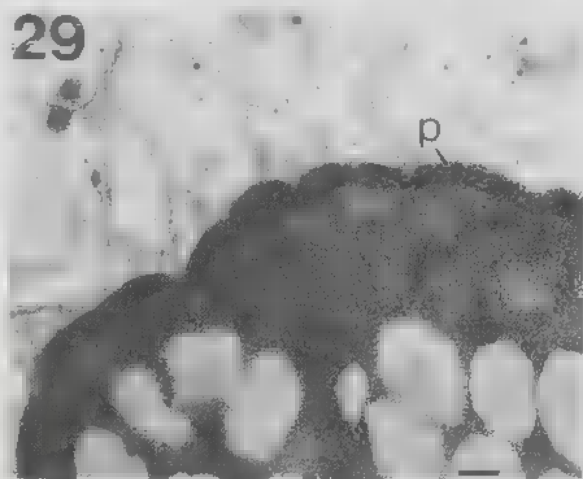
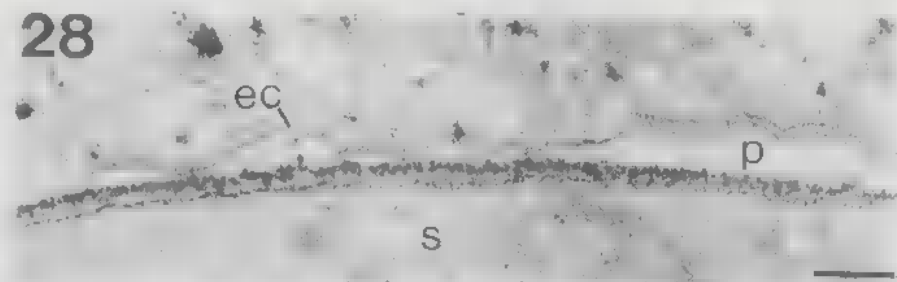
25

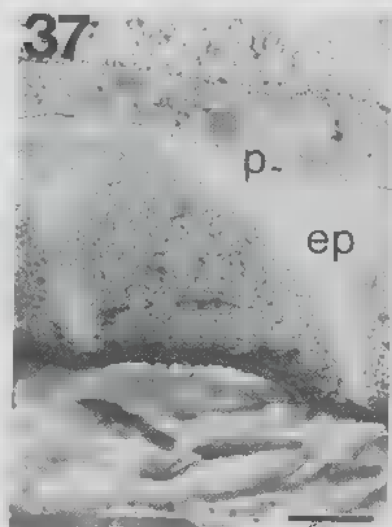
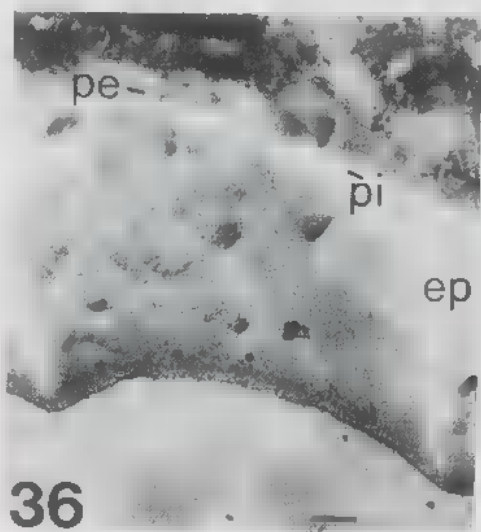
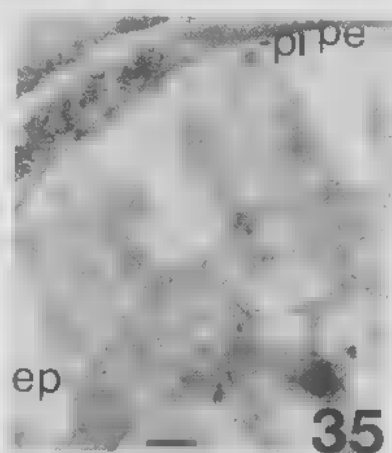
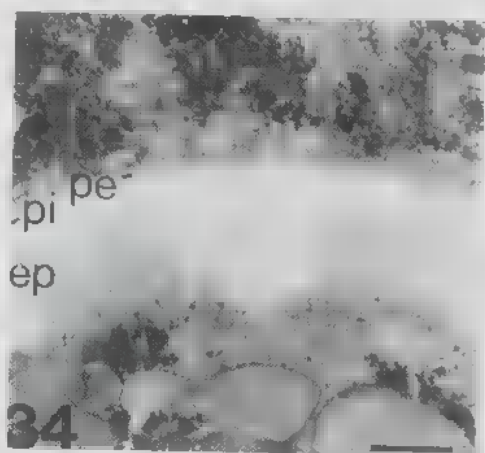
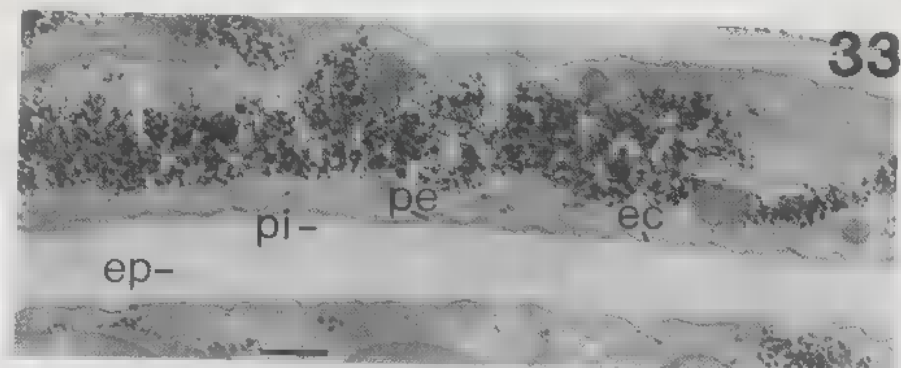


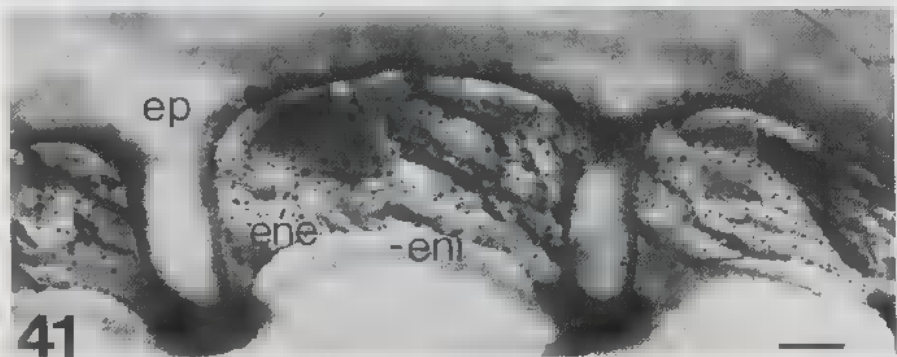
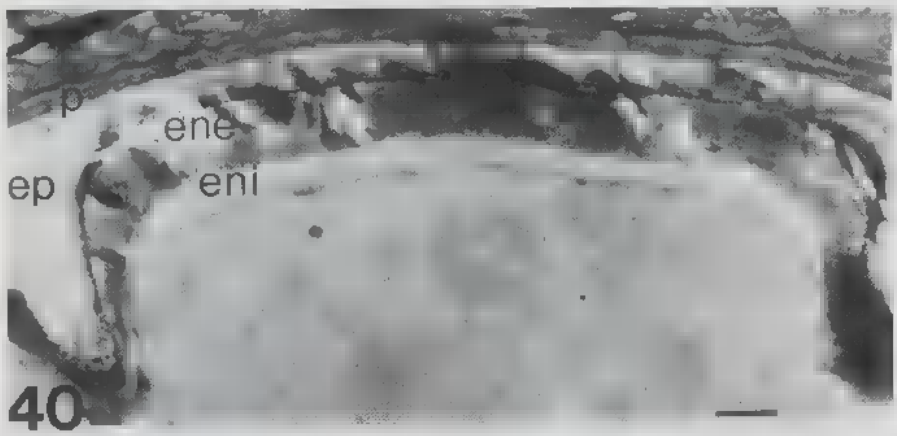
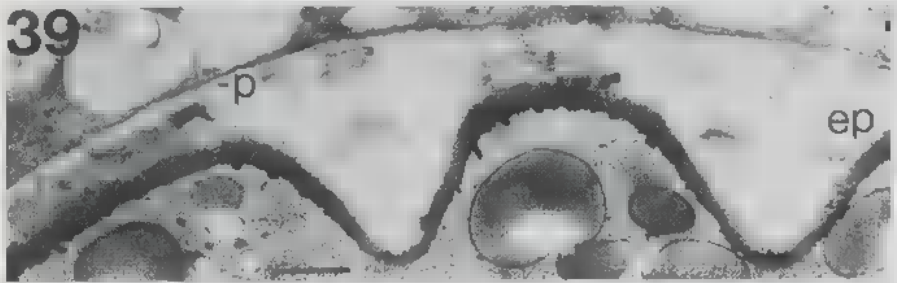
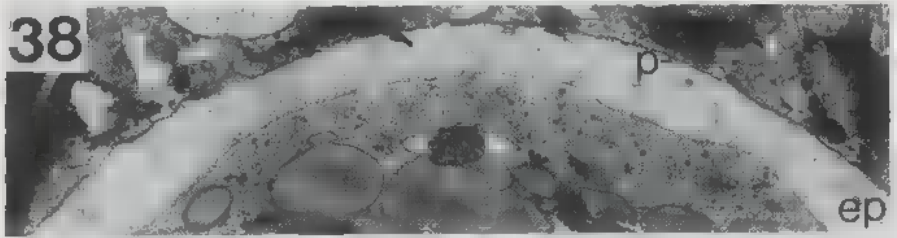
26



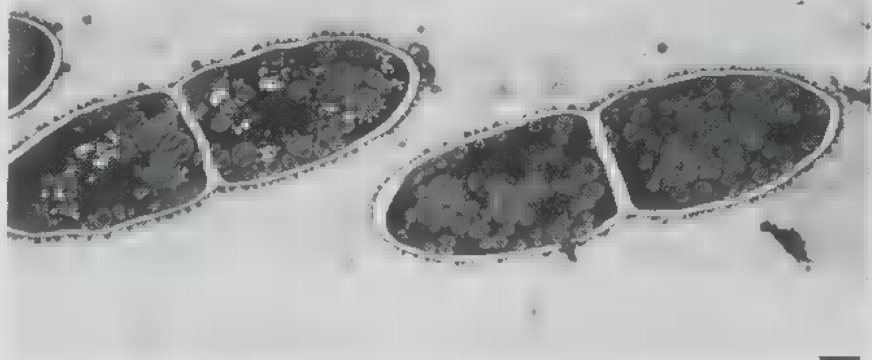
27



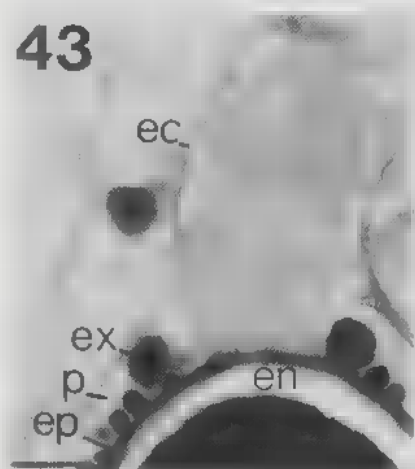




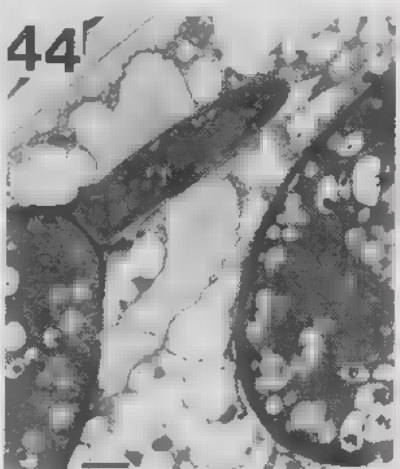
42

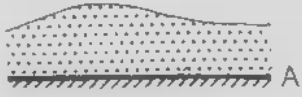

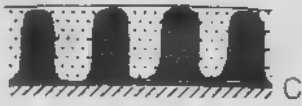
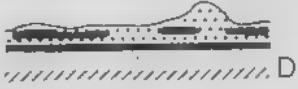
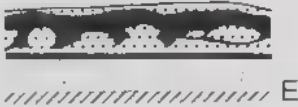
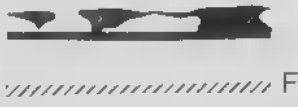
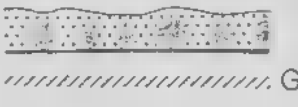



43



44



45		PAS D'ENDOSPORE	UNE ENDOSPORE
UNE ORNEMENTATION	PAS D'ORNEMENTATION	 A	 B
	ORIGINE PERISPORALE	 C	 D  E  F
	ORIGINE NON PERISPORALE		 G  H